

ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.583:627.8(285.2)

ВЛИЯНИЕ ВЫСОКОНАПОРНОЙ БРАТСКОЙ ГЭС
НА ЗООПЛАНКТОН БРАТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Ю. В. Герасимов^a, Н. Я. Поддубная^b, А. Ф. Вахненко^c, А. С. Семенова^{a, d},
С. М. Жданова^a, А. И. Цветков^a, Д. Д. Павлов^a, С. Э. Болотов^a, Э. С. Борисенко^{a, e}

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

^cНезависимый исследователь, Братск, Россия

^dАтлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии, Калининград, Россия

^eИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: gu@ibiw.ru

Поступила в редакцию 05.02.2023 г.

После доработки 03.04.2023 г.

Принята к публикации 04.04.2023 г.

При изучении экологических эффектов влияния плотины ГЭС на зоопланктон зарегулированного участка р. Ангара и воздействия ската зоопланктона на условия питания рыб Братского водохранилища в вегетационный период 2022 г. было установлено, что значимым фактором экологической дифференциации сообществ планктона верхнего бьефа Братской ГЭС выступает стратификация водной толщи. Относительно прогретого слоя эпилимниона, в холодноводном гипolimнионе развивается специфичный, обедненный видами, малообильный и низкопродуктивный планктон, который поступает в водозаборы плотины. Строгий анализ не выявил трансформации состава сообществ, статистически значимого снижения обилия и продуктивности, повышенной гибели беспозвоночных при транзите через плотину и ухудшения экологического качества воды в нижнем бьефе ГЭС. Скатывающийся из водохранилища зоопланктон (и живой, и мертвый) составляет значительную долю рациона рыб, приближающихся в период нагула максимально близко к ГЭС и образующих скопления, по плотности превышающие таковые на акватории Братского водохранилища. Полученные данные свидетельствуют об эффективной адаптации озерно-речного планктоценоза к специфическому природно-техногенному режиму работы крупного гидросооружения. Локальное воздействие Братской ГЭС не имеет экологически значимого негативного эффекта на планктон Братского водохранилища и р. Ангара, оказывает положительное влияние на рыбное население нижнего бьефа, обогащая его кормовую базу.

Ключевые слова: ГЭС, плотина, негативное воздействие, зоопланктон, обилие, смертность, рыбное население, распределение

DOI: 10.31857/S0320965223040083, **EDN:** RVSCQV

ВВЕДЕНИЕ

Масштабы гидротехнического строительства в XX в. привели к тому, что >70% основных речных бассейнов в России подверглись фрагментации или регулированию стока (Ахметшин, 2006). Эксплуатация гидросооружений, особенно крупных, накладывает дополнительные риски, связанные с тем, что техногенный режим регулирования водного стока выступает значимым фактором трансформации средовых условий и экологической динамики гидробионтов зарегулированных участков рек (Телеш, 1986; Крупа, 2008; Alhassan et al.,

2015; Rozon et al., 2018; Souza et al., 2019). Происходит изменение гидрологического режима, морфометрических и гидравлических характеристик верхних и нижних бьефов, нарушение природной ритмики речного тела — сроков замерзания и вскрытия, продолжительности ледового периода. Это ведет к перестройке гидробиоценоза и затрагивает как его фотоавтотрофный компонент (Rozon, 2016; Пономарева, Постникова, 2017), так и гетеротрофное звено (Тимохина, 1978; Громова и др., 2012; Гвоздарева и др., 2021, Щукина, 2021).

Существенный фактор негативного воздействия ГЭС на гидробионтов — скат через плотину. При этом, наиболее уязвимым звеном водной

Сокращения: ВБ — верхний бьеф ГЭС, НБ — нижний бьеф.

экосистемы выступают планктон и рыбы (Сада, 1990; Tang et al., 2014). Попадая с водным стоком на расположенные в теле плотины гидротурбины, организмы подвергаются сочетанному физическому воздействию — механическому, гидростатическому, кавитационному (Bickel et al., 2011; Schlezinger et al., 2013; Tang et al., 2014; Логинов, Гелашвили, 2016). Степень травматизации и гибели организмов при водопропуске зависит от конструктивных особенностей турбин ГЭС, технических параметров рабочих режимов их эксплуатации, применения специальных защитных технологий.

Имеющиеся в литературе оценки масштабов и вероятных причин гибели организмов при транзите через плотину ГЭС немногочисленны и противоречивы. Так, ряд исследований на основе сравнения биомассы планктона ВБ и НБ без учета положения водозаборных окон плотины дают оценку гибели планктона до 80–99% (Лашков, Постоев, 1988; Сорокин, 1990). По мнению этих авторов, основная причина гибели организмов — летальная травматизация при проходе через проточные каналы турбин ГЭС. Напротив, прямые оценки смертности планктона, выполненные методом прижизненного окрашивания и учитывающие глубинное размещение водозаборных окон и характер поступающих в них вод, дают величину доли погибших организмов при транзите через плотину ГЭС <4% (Гладышев и др., 2003; Дубовская и др., 2004). При этом, гибель планктона в НБ в данных работах связывают с резкой сменой озерных условий ВБ на речные условия в НБ. В целом, такие работы малочисленны, нередко носят разовый характер и не всегда учитывают сезонный цикл развития планктона, не выдерживают требований к одномоментному сбору материала в ВБ и НБ плотины и использованию объективных методов диагностики жизнеспособности организмов (Лепская и др., 2022).

Настоящая работа направлена на верификацию экологических рисков в части оценки негативного воздействия объектов гидроэнергетического комплекса на планктонное население крупной речной экосистемы. Удобным объектом для таких оценок служит Братская ГЭС — высоконапорная гидроэлектростанция плотинного типа на р. Ангара (Иркутская обл.) — третья по мощности (4500 МВт) и первая по среднегодовой выработке возобновляемой энергии гидроэлектростанция России (Возобновляемая..., 2018). Сооружения станции образуют крупнейшее в России по полезному объему и второе в мире по величине полного объема Братское водохранилище долинного типа с многолетним режимом регулирования стока. Пропускная способность Братской ГЭС при НПУ в среднем 4680 м³/с, пиковый расход может достигать 9980 м³/с, что обеспечи-

вает высокие риски негативного воздействия на речной планктон при его скате через плотину.

Цель работы — проанализировать экологическое влияние плотины Братской ГЭС на жизнь зоопланктона Братского водохранилища (изменение состава, обилия и смертности беспозвоночных) и оценить значение ската зоопланктона в питании рыб Братского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы полевого изучения зоопланктона и рыб зарегулированного участка р. Ангара (рис. 1), проведенного в вегетационный период 2022 г.

На акватории Братского водохранилища пробы зоопланктона собирали в июле в Ангарской части водохранилища на 14 станциях: на центральном (ст. 4–11) и нижнем (Наратайское расширение — ст. 1, 3, 12–14) участках. Глубина в точках отбора проб была 7–32 м. Зоопланктон отбирали сетью Джели с замыкателем для послонного лова (диаметр входного отверстия 12 см, конус из ситоткани с размером ячеек 64 мкм). В процессе транспортировки была утрачена проба со ст. № 2, однако из-за уже принятой нумерации сетки станций их не перенумеровывали.

В мае, июле и сентябре проведены специальные исследования развития планктона в приплотинном участке водохранилища. Сообщества исследовали на четырех станциях в зоне влияния природно-техногенного режима Братской ГЭС. Пробы отбирали в ВБ и НБ плотины. Опробование водной толщи ВБ проводили с привязкой к заглуплению термоклина (в период исследований он находился на глубине 8–10 м): в слое эпилимниона (ВБ — 0–8 м) и гиполимниона (ВБ — 21–41 м). Положение термоклина уточняли по вертикальному профилю температуры, который регистрировали с использованием многопараметрического зонда YSI EXO2. Такая схема отбора позволила корректно учесть специфику вод и планктона, непосредственно поступающих в глубоководные водозаборы плотины. Оценку экологических эффектов воздействия плотины проводили на трех станциях НБ, характеризующих изменения сообществ в зоне сброса вод — НБ-1 (0.3 км ниже плотины), и его дальнейшего ската по течению реки — ст. НБ-2 (2.5 км) и НБ-3 (7 км). Зоопланктон собирали планктобатором Дьяченко-Кожевникова (объем 5 л) через 1 м в столбе воды на горизонтах 0–8 м (слой эпилимниона) и 21–41 м (слой гиполимниона) с последующим процеживанием через ситоткань с размером ячеек 64 мкм. В нижнем бьефе пробы отбирали ведром, процеживая через сеть 150 л воды.

Для характеристики летального действия на зоопланктон транзита через гидроагрегаты ГЭС

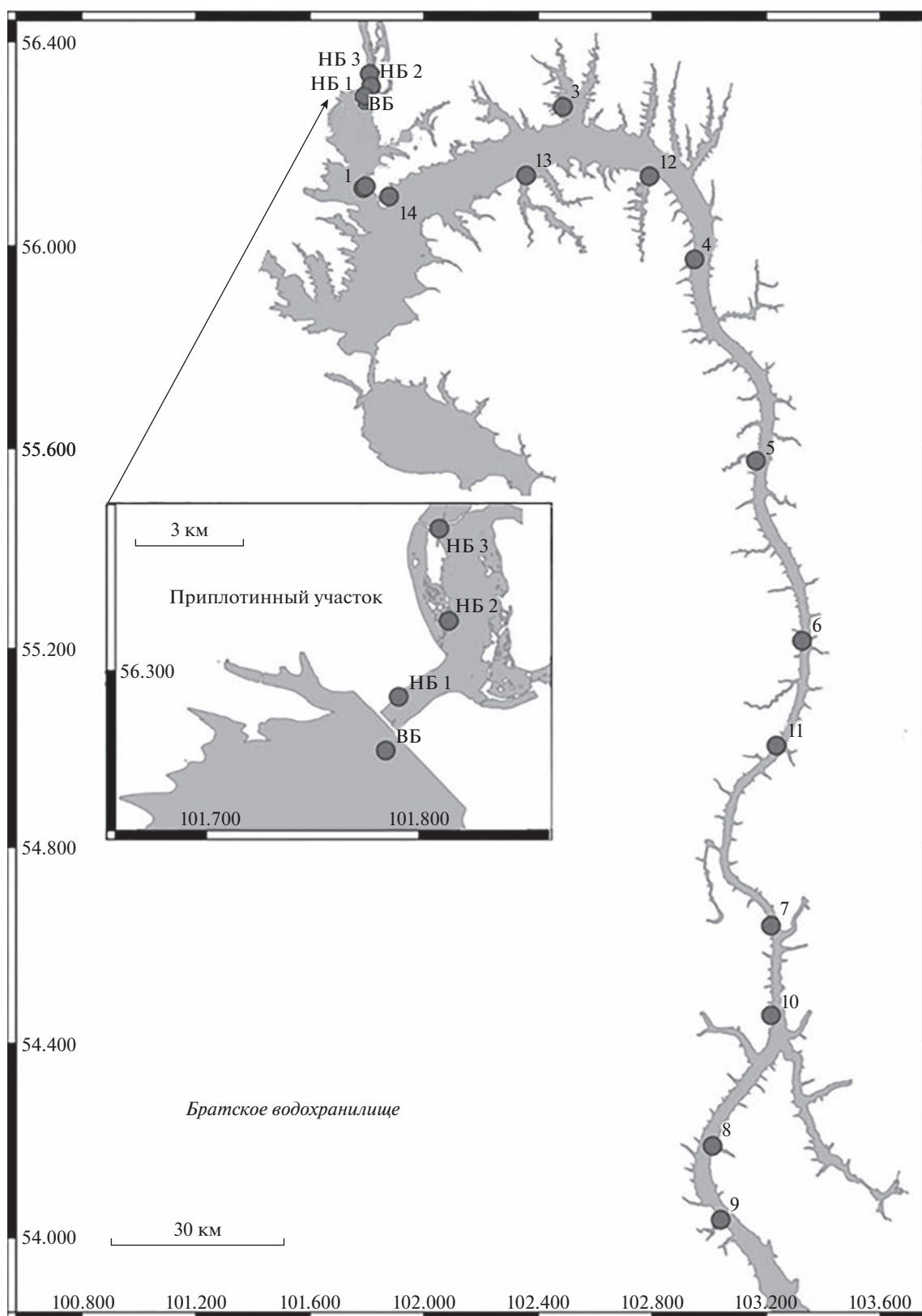


Рис. 1. Карта района со станциями отбора проб зоопланктона на акватории Братского водохранилища. ВБ — станция в верхнем бьефе у плотины Братской ГЭС; НБ-1—НБ-3 — станции в нижнем бьефе у плотины Братской ГЭС; 1—14 — станции отбора проб по акватории Братского водохранилища.

методом прижизненного окрашивания (Seepersad, Crippen, 1978; Дубовская, 2008; Bickel et al., 2008; Семенова, 2010) оценивали смертность планктонных животных — долю организмов, погибших от причин, не связанных с потреблением хищниками (Дубовская и др., 2004). Для этого свежесобранную пробу зоопланктона количественно переносили и в течение 15 мин выдерживали в стейнере с 7.5%-ным раствором анилинового голубого красителя. Окрашенную таким способом пробу затем отмывали от красителя профильтрованной через ситоткань водой и фиксировали 4%-ным формалином. Окрашенные пробы собирали в 2–3-кратной повторности.

Камеральную обработку проб проводили под стереоскопическим микроскопом в камере Богорова по общепринятой в гидробиологии методике (Методические..., 1982) с использованием определителей (Кутикова, 1970; Определитель..., 2010; Коровчинский и др., 2021). Биомассу зоопланктона рассчитывали на основе уравнений размерно-массовой зависимости (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979).

Зоопланктон оценивали по видовому богатству и удельному видовому богатству (Sp) — среднему числу видов в одной пробе, численности ($N_{\text{общ}}$), биомассе ($B_{\text{общ}}$) и суточной продукции ($P_{\text{собщ}}$). Доминантные виды выделяли по относительной численности и биомассе: для многовидовых сообществ акватории водохранилища к доминантным относили виды с относительным обилием $\geq 5\%$, для обедненных видами планктона приплотинного участка за нижнюю границу доминирования принимали $\geq 15\%$ обилия сообщества. Экологическое качество природных вод оценивали на основе индекса сапробности S , рассчитанному по методу Пантле и Букк в модификации Сладечека (Sladecsek, 1973).

Для расчетов экологических параметров зоопланктона использовали авторский модуль экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона “FW-Zooplankton”, разработанный в Институте биологии внутренних вод РАН и зарегистрированный в системе РОСПАТЕНТа.

Плотность и распределение рыб в НБ исследовали с помощью малогабаритного многолучевого научно-исследовательского комплекса “PanCor” (ООО “Промгидроакустика”, Россия), установленного на моторной лодке. Съёмку проводили в режиме вертикального зондирования водной среды равномерными пилообразными галсами от берега к берегу на постоянной скорости моторной лодки (~5 км/ч). Съёмку начинали ниже по течению и заканчивали в непосредственной близости от плотины ГЭС. Эхосъёмки проводили в светлое время суток.

В результате эхометрических съёмок акваторий, строили карты-планшеты пространственно-

го распределения рыбы на обследованных участках, определяли плотности скоплений рыб за каждые 100 посылок гидроакустических сигналов и в программе Surfer v. 8 осуществляли аппроксимацию плотностей распределения рыб в акватории методом “кригинга” с линейной моделью вариограммы. Определяли распределение плотности рыб, среднюю плотность скоплений и общую численность рыбного населения на исследуемых участках. По значениям силы цели рыб, строили гистограммы размерного состава рыб. Специальная программа анализа формы огибающей эхосигнала с расчетом статистических параметров (коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса) позволяет идентифицировать рыб на уровне семейств, что на практике реализовано для ряда наиболее многочисленных рыб внутренних водоемов — карповых, окуневых и сиговых.

Для характеристики статистической неопределенности выборочных средних методом непараметрического бутстрепа (алгоритм BCa , 9999 пермутаций), рассчитывали их 95%-ные доверительные интервалы. Оценку статистических различий экологических параметров сообществ давали на основе H -критерия Краскелла—Уоллиса, множественные апостериорные сравнения групповых средних выполняли с применением U -критерия Манна—Уитни с поправкой Бонферрони. Оценку структурных перестроек в планктоне при его транзите через плотину ГЭС проводили с помощью анализа пропорций обилия основных таксономических групп. Достоверность отличий структурных пропорций сообществ проверяли методом анализа таблиц сопряженности на основе критерия χ^2 . Статистически значимыми принимали отличия для $p \leq 0.05$. Экологические расчеты выполнены с помощью инструментария среды статистического программирования R и системы компьютерной алгебры Wolfram Mathematica 12.2. Всего собрано, обработано и проанализировано — 41 проба зоопланктона.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав и встречаемость планктонных организмов на акватории Братского водохранилища. В июле 2022 г. в Ангарской части Братского водохранилища отмечено 49 видов и форм планктонной фауны, из них коловраток — 23, ветвистых ракообразных — 17, веслоногих ракообразных — 9.

Чаще всего (80–100% проб) встречались коловратки *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Keratella quadrata* (Müller, 1786), *K. cochlearis* (Gosse, 1851), *Conochilus unicornis* Rousset, 1892, *Polyarthra luminosa* Kutikova, 1962, *P. major* Burckhardt, 1900, *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, ветвистые *Bosmina* cf. *crassicornis* Lilljeborg, 1887, *Daphnia galeata* Sars, 1864, *Diaphanosoma brachyurum*

(Liévin, 1848), *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), веслоногие ракообразные *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), *Heterocope appendiculata* Sars, 1863.

Зоопланктон исследованных участков Ангарской части Братского водохранилища характеризуется высоким уровнем сходства видового состава (49–89%). В целом, список видов, обнаруженных в июле 2022 г., близок к таковым, опубликованным ранее (Спиглазова, 1981; Шевелева и др., 2012).

Численность и биомасса планктонных организмов на акватории Братского водохранилища. Размах колебаний численности зоопланктона во всем столбе воды на центральном участке Ангарской части Братского водохранилища незначителен (21.6–113.3 тыс. экз./м³), минимальные значения характерны для ст. 10, максимальные — для ст. 6 (табл. 1, рис. 2а). В верхней части центрального участка водохранилища основу численности составляли коловратки (ст. 8, 9), в средней части — ракообразные (ст. 7, 10) или все три таксономические группы (ст. 5, 6, 11), в нижней части — коловратки (ст. 4).

На нижнем участке Ангарской части Братского водохранилища плотность планктонных животных изменялась от 42.2 до 117.0 тыс. экз./м³, минимальные значения зарегистрированы на ст. 1, максимальные — на ст. 3. Основной вклад в общую численность зоопланктона вносили коловратки и копеподы (ст. 3, 12–14) или кладоцеры и копеподы (ст. 1). Численность зоопланктона в слое 0–8 м была выше в 2.5–10.4 раза таковой в нижележащем слое (табл. 1).

Биомасса зоопланктона во всем столбе воды на центральном участке Ангарской части колебалась от 430 до 3410 мг/м³ (табл. 1), низкие значе-

Таблица 1. Численность (N) и биомасса (B) зоопланктона Братского водохранилища над и под слоем температурного скачка (8–10 м) в июле 2022 г.

Станция	$N_{\text{общ}}$, тыс. экз./м ³		$B_{\text{общ}}$, мг/м ³	
	0–8 м	8 м–дно	0–8 м	8 м–дно
1	78.45	17.98	1425.0	962.0
3*	—	—	—	—
4	120.28	16.53	2950.0	456.0
5	95.40	25.96	2406.1	886.1
6	157.45	62.90	3788.0	2979.0
7	174.67	32.21	2257.0	1648.0
8	147.42	14.21	1312.3	408.0
9*	—	—	—	—
10	47.30	8.70	994.0	488.0
11	61.92	10.79	2052.0	444.0
12	196.88	40.76	6734.0	1255.0
13	191.16	22.88	2129.0	399.0
14	244.13	54.43	1347.0	262.0
Средняя по станциям	137.73	27.94	2490.4	926.1
т/х	4.7		2.4	

Примечание. т/х — отношение обилия планктона тепловодного (выше термоклина) и холодноводного (ниже термоклина) слоев.

* Отбирались интегральные пробы.

ния характерны для верхней части центрального участка (рис. 2б). Основу биомассы формировали ветвистоусые ракообразные (35–90% общей биомассы), главным образом, *Daphnia galeata*, в сред-

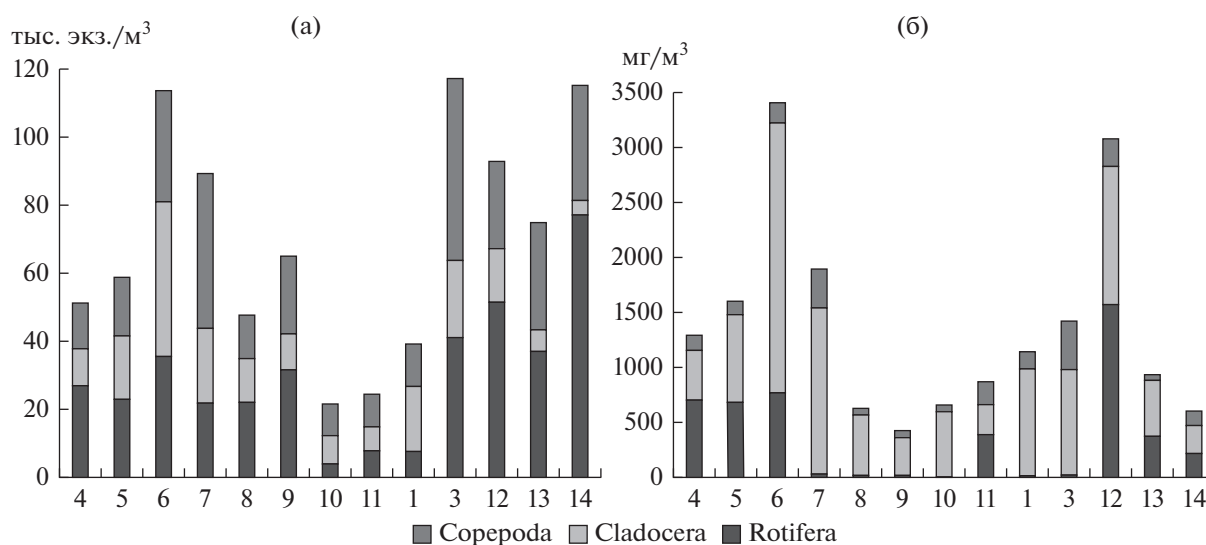


Рис. 2. Численность (тыс. экз./м³) (а) и биомасса зоопланктона (мг/м³) (б) исследованных участков (станции 1–14) Братского водохранилища.

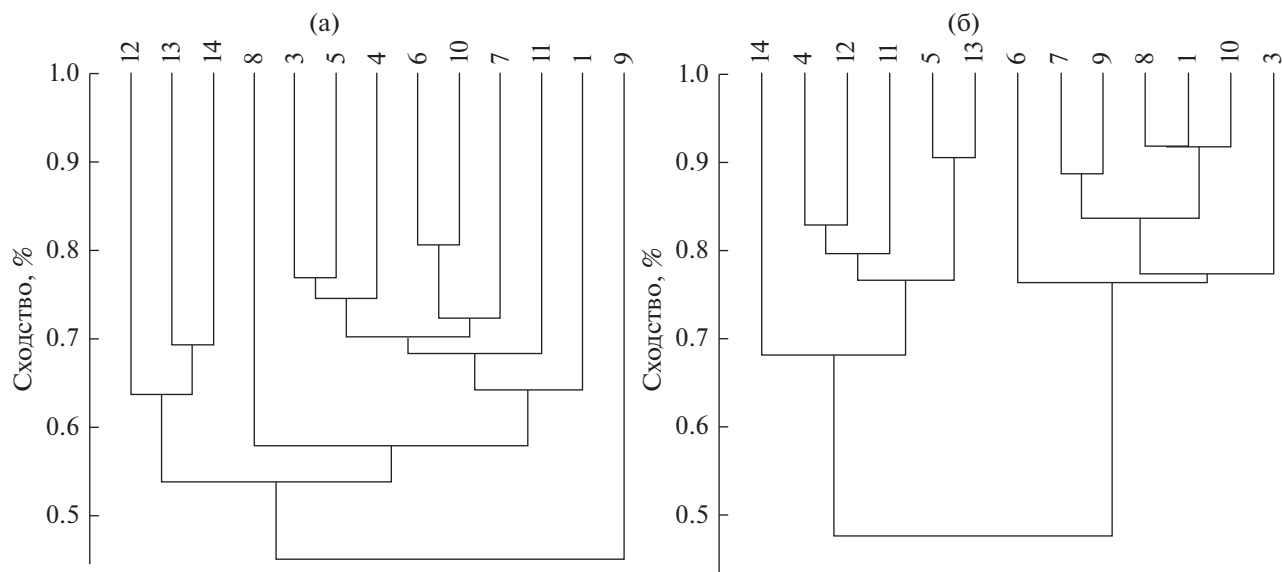


Рис. 3. Дендрограмма сходства видовой структуры сообщества планктонных животных исследованных участков (станции 1–14) Братского водохранилища с использованием относительной численности (а) и относительной биомассы (б).

них и нижних частях центрального участка значителен вклад коловраток (22–54% общей биомассы), в основном крупной *Asplanchna priodonta*. На нижнем участке Ангарской части биомасса планктонных животных изменялась от 610 до 3080 мг/м³, минимальные значения отмечены на ст. 14, максимальные — на ст. 12. Основу биомассы формировали те же группы и виды, что и на центральном участке. Биомасса зоопланктона в слое 0–8 м была на 1.3–6.5 раз выше таковой в нижележащем слое (табл. 1). В целом, по величине биомассы зоопланктона воды Братского водохранилища можно охарактеризовать как олиготрофно-мезотрофные.

Доминантные виды планктонных организмов на акватории Братского водохранилища. Сообщество планктонных животных Ангарской части Братского водохранилища характеризовалось небольшим числом доминантов и по численности, и по биомассе. В состав доминантных комплексов входили коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra luminosa*, *P. dolichoptera* (Idelson, 1925), *P. major*, *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, 1831, *Asplanchna priodonta*, клadoцеры — *Daphnia galeata*, копеподы — младшие возрастные стадии Cyclopoida и Calanoida, *Eudiaptomus graciloides*.

Сходство видовой структуры зоопланктона (с использованием относительной численности видов и групп) исследованных участков Братского водохранилища достигало 37–77%. Своеобразием видовой структуры сообщества отличалась ст. 9, расположенная на самом верхнем участке исследованного района Братского водохранилища

(рис. 3а). Другие станции объединялись в одну группу на уровне общности >50% и характеризовались сходным набором доминантных видов. Внутри группы выделились два кластера: один сформирован станциями Наратайского расширения (ст. 12–14), в другой кластер вошли станции центрального участка и заливов нижнего участка Ангарской части. В поверхностном слое чаще доминировали коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra luminosa*, *P. major*, *Daphnia galeata*, младшие возрастные стадии Cyclopoida и Calanoida, в нижележащих слоях — *Polyarthra dolichoptera*, *Daphnia galeata*, младшие возрастные стадии Cyclopoida, копепоиды *Cyclops* и *Eudiaptomus graciloides*.

Сходство видовой структуры зоопланктона (с использованием относительной биомассы видов и групп) исследованных участков Братского водохранилища достигало 31–92% (рис. 3б). Выделились две группы. Первая группа включала станции, расположенные в Наратайском расширении и в нижней части центрального участка водохранилища, где преобладали по биомассе крупные (до 1.5 мм) эллипсовидные коловратки *Asplanchna priodonta*, а также ветвистоусые рачки *Daphnia galeata*. В поверхностном слое доминировали *Asplanchna priodonta* и *Daphnia galeata*, в нижележащем слое — *D. galeata* и *Eudiaptomus graciloides*. Во вторую группу вошли участки, расположенные в верхней части центрального участка и в заливах нижнего участка, где основу биомассы формировали, главным образом, *Daphnia galeata*. В поверхностном слое преобладали *D. galeata*, в

нижележащем слое — *D. galeata* и *Eudiaptomus graciloides*.

Таксономический состав планктонных организмов приплотинного участка. В период исследований зоопланктон приплотинного участка р. Ангара в зоне влияния Братской ГЭС (станции ВБ и НБ) был представлен обедненным составом и включал 31 таксон. Основу видового богатства планктона формировали коловратки — 16 видов. Меньшее видовое богатство было у планктонных ракообразных — ветвистоусых (9 видов) и веслоногих ракообразных (6).

Таксономический состав планктона типичен для природных вод Прибайкалья и Южной Сибири, характеризуется высокой представленностью широко распространенных всеветных и бореально-арктических элементов. Регулярной встречаемостью (80–100%) отличались коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, ракообразные *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901, *C. abyssorum* Sars, 1863, *Mesocyclops leuckartii* (Claus, 1857). Сравнительно часто (50–80%) отмечали *Bosmina* cf. *crassicornis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Asplanchna priodonta*. Частота встречаемости основного числа видов (21 из 31) не превышала 50%, что свидетельствует о сильной пространственной изменчивости видовых комплексов планктонных сообществ.

В отношении видового состава наиболее специфичен планктон ВБ, особенно, зоны эпилимниона (0–8 м) (рис. 4). В ее сравнительно прогретых (18–22°C) и насыщенных кислородом (8–14 мг/л) водах встречаются коловратки *Ascomorpha ecaudis* Perty, 1850, *Asplanchna herricki* Guerne, 1888, *Synchaeta grandis*, *Polyarthra major* и *P. vulgaris*, ракообразные *Daphnia cucullata* Sars, 1862, *D. longispina* Müller, 1785 и *Diaphanosoma brachyurum*, не отмеченные в глубоких слоях или в НБ. Напротив, относительно слоя эпилимниона планктон зоны, расположенной ниже термоклина, контрастно отличается сравнительно обедненным составом (26 и 16 видов соответственно). Это свидетельствует о выраженной пространственной и экологической дифференциации планктонных сообществ водной толщи ВБ. Основным фактором этой дифференциации выступает слой температурного скачка, препятствующий свободной миграции беспозвоночных эпи- и гипolimниона.

Сообщества планктона зоны гипolimниона (21–41 м) ВБ и у плотины в НБ, т.е. до и после прохождения гидроагрегатов ГЭС, почти неотличимы в отношении видового состава. Уровень их таксономического сходства достигает 84.8%, что свидетельствует о композиционном единстве планктоноценозов до и после транзита через плотину. В целом, видовое богатство зоопланктона в ВБ, в слое водозабора и ниже плотины относительно стабильно — 13–17 видов. Это также указывает на отсут-

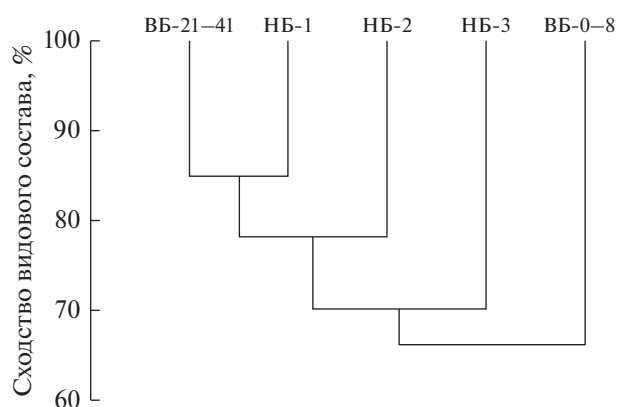


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава зоопланктона водохранилища в районе плотины Братской ГЭС. ВБ-0–8 — эпилимнион ВБ (глубина 0–8 м), ВБ-21–41 — гипolimнион ВБ (глубина 21–41 м).

ствию значимой трансформации таксономического состава или элиминации видов в результате воздействия ГЭС.

Количественное развитие, структура и продуктивность сообществ планктонных организмов приплотинного участка. Основные показатели количественного развития зоопланктона Братского водохранилища в зоне влияния ГЭС (станции ВБ и НБ) в 2022 г. — уровня удельного видового богатства, численности, биомассы и продукции сообществ — приведены в табл. 2.

Удельное видовое богатство зоопланктона в зоне влияния ГЭС сравнительно невелико и в среднем достигало 11.2 вид/проб. (95%-ный доверительный интервал: нижняя граница — 9.9, верхняя — 12.5). Число видов, обнаруженных в одной пробе (вид/проб.), увеличивалось с мая — в среднем 8.6 (7.4–9.4) вид/проб., достигало максимума в июле — 12.5 (10.9–13.9) и снижалось в сентябре — 11.9 (9.0–14.8). В ВБ ГЭС наибольшее удельное видовое богатство было зарегистрировано в эпилимнионе — 15.8 (13.2–18.0) вид/проб., меньшее число видов отмечено в гипolimнионе — 9.57 (7.71–11.14).

Относительно заборных вод ВБ (слой 21–41 м), удельное видовое богатство планктона после плотины в НБ (ст. НБ-1) почти не изменялось и было 9.71 (9.14–10.14) вид/проб. Различия в числе видов в зоне влияния ГЭС, т.е. для группы станций НБ и ВБ, статистически значимы (критерий Краскела–Уоллиса $H_{(2)} = 9.076$, $p = 0.009$) и проявляются только для водной толщи ВБ между эпи- и гипolimнионом ($U = 3.0$, $p = 0.012$). Удельное богатство планктона зоны гипolimниона ВБ и у плотины в НБ, т.е. до и после ската через плотину, достоверно не различается ($U = 23.0$, $p = 0.895$). Таким образом, транзит планктона че-

Таблица 2. Показатели количественного развития зоопланктона приплотинного участка Братского водохранилища в 2022 г.

Показатель	Месяц	ВБ		НБ		
		ВБ-0–8 м (<i>n</i> = 6)	ВБ-21–41 м (<i>n</i> = 7)	НБ-1 (<i>n</i> = 7)	НБ-2 (<i>n</i> = 3)	НБ-3 (<i>n</i> = 3)
<i>Sp</i>	V	10.0	7.0	9.0	8.0	10.0
	VII	16.0	11.7	10.0	10.0	14.0
	IX	18.5	9.0	10.0	7.0	13.0
	Среднее	15.8	9.6	9.7	8.3	12.3
		13.2–18.0	7.7–11.1	9.1–10.1	7.0–9.3	10.0–13.7
<i>N</i> _{общ} , тыс. экз./м ³	V	40.65	12.46	6.76	5.81	8.65
	VII	150.73	50.28	20.59	14.92	15.06
	IX	104.97	5.75	4.81	5.99	4.35
	Среднее	117.13	26.75	12.13	8.91	9.35
		83.53–147.70	11.80–42.02	6.80–17.58	5.81–11.94	4.35–12.92
<i>B</i> _{общ} , мг/м ³	V	716.03	275.43	76.05	114.13	91.74
	VII	5013.67	495.22	122.75	249.86	116.14
	IX	2528.76	39.52	33.38	85.09	35.65
	Среднее	3469.1	302.22	83.87	149.69	81.18
		2106.7–4655.7	157.59–444.13	53.92–111.24	85.09–204.62	35.65–108.01
<i>P</i> _{сооб} , кал/(м ³ · сут)	V	14.57	5.07	1.61	2.32	1.86
	VII	181.66	11.18	2.48	4.61	2.71
	IX	64.38	1.05	0.76	2.00	0.81
	Среднее	129.08	6.54	1.74	2.98	1.79
		60.67–190.28	3.27–9.78	1.18–2.29	2.00–3.85	0.81–2.43

Примечание. Здесь и в табл. 4, над чертой – среднее за сезон, под чертой – min–max (95%-ный доверительный интервал).

рез плотину ГЭС не влечет снижения удельного видового богатства планктона.

Зоопланктон в зоне воздействия ГЭС характеризовался умеренным обилием. Самые высокие величины его численности и биомассы наблюдаются летом, меньшие – весной, минимальные – преимущественно осенью (табл. 2). Наиболее обилен планктон ВБ: в среднем по численности 117.13 (83.53–147.70) тыс. экз./м³ и по биомассе 3469.1 (2106.7–4655.7) мг/м³ в эпилимнионе и 26.75 (11.80–42.02) тыс. экз./м³ и 302.22 (157.59–444.13) мг/м³ – в гипolimнионе. Количественные характеристики сообществ в НБ снижаются в среднем до 11.1 (7.4–14.8) тыс. экз./м³ и 99.6 (68.2–133.1) мг/м³.

Обилие беспозвоночных планктона при транзите через плотину ГЭС снижается в среднем с 26.75 (11.80–42.02) тыс. экз./м³ и 302.22 (157.59–444.13) мг/м³ до 12.13 (6.80–17.58) тыс. экз./м³ и 83.87 (53.92–111.24) мг/м³. Планктон в зоне влияния плотины ГЭС статистически значимо отличается по показателям обилия ($N_{\text{общ}}$: $H_{(2)} = 13.490$,

$p = 0.001$, $B_{\text{общ}}$: $H_{(2)} = 11.010$, $p = 0.004$). Так, результаты тестирования по критерию Манна–Уитни свидетельствуют о выраженных отличиях численности и биомассы планктона слоя эпилимниона (0–8 м) относительно глубоководного (21–41 м) сообщества гипolimниона ($p < 0.012$) и НБ ($p < 0.003$). При этом, данные анализа указывают на отсутствие экологически значимых изменений обилия планктона водозаборного слоя гипolimниона и НБ при прохождении гидроагрегатов ($N_{\text{общ}}$: $U = 17.0$, $p = 0.371$, $B_{\text{общ}}$: $U = 11.0$, $p = 0.097$).

Таким образом, из представленных данных следует, что транзит планктона через плотину ГЭС не оказывает статистически значимого (достовверного) снижения показателей обилия, а наблюдаемые различия абсолютных значений связаны со случайной изменчивостью.

Сообщества олигодоминантны, структурообразующее ядро ценозов сравнительно стабильно и немногочисленно. Доминантный комплекс беспозвоночных планктона по численности представлен че-

тырьмя структурообразующими видами — *Kellicottia longispina*, *Daphnia galeata*, *Cyclops abyssorum* и *C. kolensis*, а также науплиусами калянид и циклопид. По биомассе доминирующий комплекс видов включал ракообразных *Daphnia galeata*, *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis* и *Eudiaptomus graciloides*.

Основную долю численности биоценозов обычно формировали копеподы, по биомассе основной вклад вносили преимущественно веслоногие, а в отдельные периоды — ветвистоусые ракообразные.

Весной основу численности сообществ обеспечивали преимущественно веслоногие ракообразные, главным образом, крупные *Cyclops kolensis* и *C. abyssorum* (в среднем 29.2 и 28.3% общей численности соответственно). На отдельных станциях преимущественное развитие получали также науплиусы калянид (0–7 м) или циклопид (НБ-3) — до 41–49% численности сообщества. Существенную долю биомассы планктона (70–90%) также формировали циклопы *Cyclops kolensis* и *C. abyssorum*, при меньшем вкладе на некоторых станциях — каляниды *Eudiaptomus graciloides* (17–23%).

Летом в ВБ в его поверхностном слое по численности лидировали копеподы (главным образом, науплиусы циклопов — 24%, *Cyclops kolensis* — 16%), наряду с ними значимая доля численности приходилась на *Daphnia galeata* (19.6%), которая формировала 86% биомассы планктона поверхностного слоя. В глубоких слоях ВБ и на приплотинном участке НБ по численности и по биомассе доминировал *Cyclops kolensis* (46–68 и 73–74% соответственно). В НБ на удалении от плотины по численности преобладали циклопы *C. kolensis* (35–42%) и их науплиусы (30–32%), по биомассе — преимущественно *Daphnia galeata* (46–76%) и, в меньшей степени, *Cyclops kolensis* (22–42%).

Осенью в ВБ в поверхностном слое по численности доминировали науплиусы циклопов (31%), по биомассе — *Daphnia galeata* (86%). В водозаборном слое ВБ по численности лидировали копеподы (до 16% — *Cyclops kolensis* и до 15% — науплиусы циклопов) и коловратка *Kellicottia longispina* (32%), по биомассе — крупные циклопы *Cyclops abyssorum* (43%), *C. kolensis* (27%) и кладоцера *Daphnia galeata* (19%). Относительно водозаборного слоя ВБ, доминантный комплекс планктона у плотины в НБ почти не отличался, но трансформировался при удалении от нее. Так, на станциях НБ в зоне ската планктона по численности доминировали коловратка *Kellicottia longispina* (26–32%) и науплиусы циклопов (20–24%), по биомассе — кладоцера *Daphnia galeata* (20–60%), копеподы *Cyclops kolensis* (17–27%) и *Eudiaptomus graciloides* (16–18%).

Таким образом, планктон в зоне воздействия ГЭС, т.е. до и после транзита через плотину,

устойчиво характеризуется преобладанием и по численности, и по биомассе веслоногих ракообразных. Структурные пропорции обилия таксономических групп сравнительно стабильны. Достоверные изменения в структуре сообществ при транзите через плотину отмечали только в мае и только для соотношения численности групп беспозвоночных ($N_{\text{общ}}: \chi^2_{(2)} = 7.34, p = 0.025$). В остальных случаях не зафиксировано статистически значимых структурных перестроек (по численности или биомассе) в планктоне при прохождении гидроагрегатов ГЭС.

Зоопланктон приплотинного участка Братского водохранилища можно охарактеризовать как низкопродуктивный (табл. 2). Биопродуктивность планктона водной толщи ВБ неоднородна. Так, средняя за вегетационный период величина суточной продукции сообщества в слое эпилимниона значимо выше ($U = 0.0, p = 0.003$) таковой в гипolimнионе — 129.1 (60.67–190.28) и 6.54 (3.27–9.78) кал/(м³ · сут) соответственно. Суточная продукция сообществ в нижнем бьефе изменялась от 1.74 (1.18–2.29) до 2.98 (2.00–3.85) кал/(м³ · сут) и была статистически неотличима ($U = 10.0, p = 0.074$) от таковой в слое гипolimниона ВБ. Наибольшую продуктивность отмечали в летний период, меньшую — весной, минимальную — главным образом, осенью.

Сезонная динамика продуктивности планктона Братского водохранилища описывается одновершинной кривой с выраженным летним пиком. Аппроксимируя эту кривую методом кусочно-линейного приближения и интегрируя соответствующую ей систему уравнений, возможно определение суммарной летней (90 сут) продукции зоопланктона.

Для ВБ ГЭС летний пик продукции планктона в слое эпилимниона (0–8 м) с пределом интегрирования, ограниченным периодом 1 июня (152-е сут) — 1 сентября (244-е сут), описывается системой уравнений вида:

$$y = \begin{cases} 3.41x - 496.9, & 152 < x \leq 199 \\ -2.022x + 584.0, & 199 < x \leq 244. \end{cases}$$

Простым способом интегрируя систему уравнений, имеем:

$$P_{\text{VI-VIII}}^{0-8\text{м}} = \int_{152}^{199} (3.41x - 496.9)dx + \int_{199}^{244} (-2.022x + 584.0)dx = 10898.81 \text{ кал/м}^3.$$

Из расчетов следует, что продукция зоопланктона тепловодного слоя эпилимниона ВБ ГЭС в летний период (90 сут) достигает 10898.81 кал/м³.

Таблица 3. Расчет величины P/B -коэффициентов для зоопланктона Братского водохранилища в ВБ ГЭС за летний период (июнь–август) 2022 г.

Станция	$P_{\text{сооб}}$		$B_{\text{общ}}$		P/B - коэффициент
	за сутки, кал	за летний период, кал	мг	кал	
ВБ-0–8 м	181.66	10898.81	5097.96	2548.98	4.28
ВБ-21–41 м	11.18	713.34	495.22	247.61	2.88

Примечание. $P_{\text{сооб}}$ – продукция сообщества, $B_{\text{общ}}$ – средняя за летний период биомасса зоопланктона.

Аналогичным способом аппроксимируем сезонную кривую продукции планктона холодноводного слоя гипolimниона (21–41 м):

$$y = \begin{cases} 0.124x - 13.64, & 152 < x \leq 199 \\ -0.174x + 45.91, & 199 < x \leq 244. \end{cases}$$

Интегрируя систему уравнений, получаем летнюю (VI–VIII) продукцию планктона в гипolimнионе:

$$P_{\text{VI–VIII}}^{21-41\text{м}} = \int_{152}^{199} (0.124x - 13.64)dx + \int_{199}^{244} (-0.174x + 45.91)dx = 713.34 \text{ кал/м}^3.$$

Рассчитав летнюю продукцию и выразив в энергетических эквивалентах среднюю за сезон биомассу, определим величину P/B -коэффициентов за летний период (табл. 3).

Расчетные величины P/B -коэффициентов для зоопланктона водохранилища в летний период сравнительно невысоки (4.3, 2.9) и различаются в 1.5 раза. Продуктивность планктона стратифицированной водной толщи водохранилища неодинакова: продуктивность сообщества слоя эпilимниона в 10 раз превышает таковую в гипolimнионе.

Показатели смертности зоопланктона при прохождении плотины Братской ГЭС. С целью интегральной оценки воздействия ГЭС на зоопланктон проведены специальные исследования его смертности методом прижизненного окрашивания.

В весенний период мертвые особи обнаружены в популяциях девяти наиболее массовых видов зоопланктона – у коловраток *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, ракообразных *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*, *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*. В ВБ доля мертвых особей в слое выше термоклина (0–8 м) была 6.89 численности и 4.00% биомассы зоопланктона, в слое ниже термоклина (21–41 м) она возрастала до 8.83 и

7.91% соответственно. По сравнению с водозаборным слоем, в НБ у плотины (ст. НБ-1) доля погибших организмов достигала 12.73 численности и 8.11% биомассы планктона. На станциях, расположенных на удалении от плотины, она несколько снижалась: на ст. НБ-2 была 9.81 и 4.97%, на ст. НБ-3 – 7.75 и 8.60% общей численности и биомассы. Возрастание доли мертвых особей в зоне влияния ГЭС связано, главным образом, с повышенной гибелью науплиусов *Copepoda*.

Летом мертвые особи обнаружены в популяциях 14 видов – коловраток *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta grandis* и ракообразных *Bosmina cf. crassicornis*, *Daphnia galeata*, *Leptodora kindtii*, *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis*, *Dia-cyclops bicuspidatus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*. В ВБ доля мертвых особей в слое выше термоклина (0–8 м) увеличилась по сравнению с весенним периодом в 2.6–6.0 раза и достигала 17.89 численности и 24.20% биомассы зоопланктона, в водозаборном слое ниже термоклина (21–41 м) она возрастала до 31.70 и 25.67% соответственно. При транзите через плотину доля погибшего планктона увеличивалась до 48.79 численности и 37.11% биомассы зоопланктона. Наиболее уязвимы к летальной травматизации были крупный ветвистоусый рачок *Daphnia galeata*, коловратки *Kellicottia longispina* и *Polyarthra dolichoptera*, некоторые веслоногие ракообразные – *Eudiaptomus graciloides* и науплиусы *Copepoda*. На речном участке ниже плотины доля мертвого планктона снижалась, достигая минимальных для водной системы в зоне влияния ГЭС значений на ст. НБ-3 (до 16.64 численности и 12.71% биомассы).

Осенью доля мертвого планктона в ВБ в слое выше термоклина (0–8 м) была минимальна и не превышала 4.54 численности и 1.38% биомассы сообщества. В слое ниже термоклина (21–41 м) она достигала 13.31 численности и 7.99% биомассы. При прохождении плотины ГЭС доля погибшего планктона увеличивалась в 2.5–2.7 раз – 33.67% общей численности и 21.24% общей биомассы.

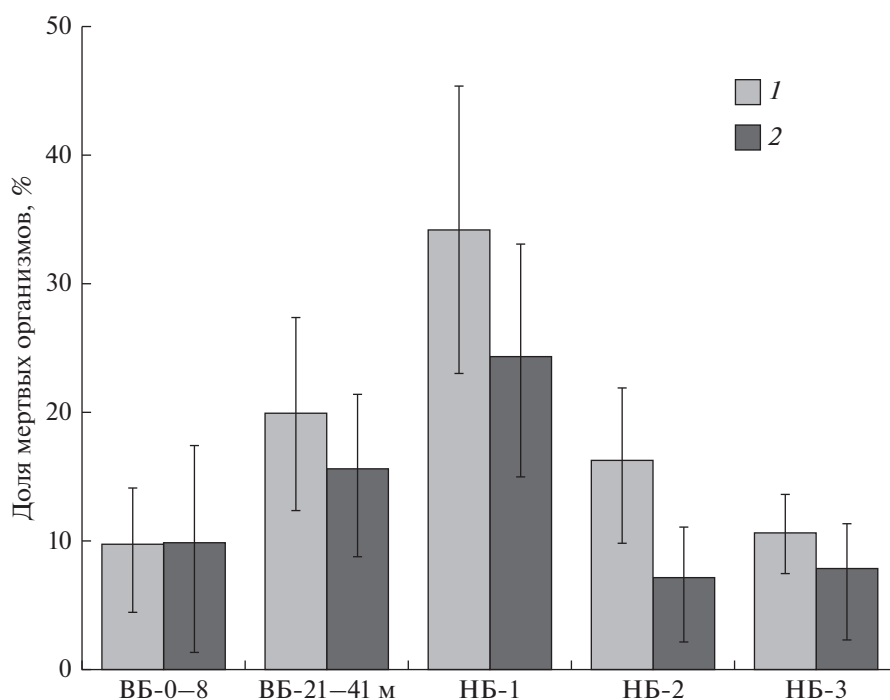


Рис. 5. Доля мертвых особей по численности (1) и биомассе (2) зоопланктона в зоне влияния плотины Братской ГЭС в 2022 г. Планки погрешностей — 95%-ный доверительный интервал, рассчитанный процедурой непараметрического бутстрэпа. Обозначения станций см. на рис. 4.

Наибольшую гибель наблюдали среди коловратки *Kellicottia longispina*, ракообразных *Daphnia galeata* и науплиусов *Scolecoperoda*. По мере удаления от плотины доля мертвых особей снижалась, достигая минимума на станции НБ-3 — 7.50 и 2.39% численности и биомассы зоопланктона соответственно.

В среднем за период исследований доля мертвых особей в общей численности планктона слоя водозабора ВБ была 19.9% (12.4–27.4), у плотины в НБ — 34.2% (23.3–44.8) (рис. 5), т.е. абсолютная разница значений доли мертвых особей, соответствующая травмирующему воздействию ГЭС, в среднем за период наблюдений не превышала 14.2% численности. Доля мертвых особей по биомассе в слое водозабора ВБ была в среднем 15.6% (9.3–21.7), у плотины в НБ — 24.3% (15.1–33.1). Разница в долях мертвых особей по биомассе до и после транзита через плотину в среднем за сезон соответствовала 8.8%.

Оценка межгрупповых различий доли мертвых особей в планктоне зоны влияния ГЭС на основе критерия Краскела–Уоллиса не обнаруживает значимых эффектов для сообществ ВБ и НБ по численности ($H_{(2)} = 2.98$, $p = 0.084$) и биомассе ($H_{(2)} = 1.80$, $p = 0.180$). Основная причина невозможности детектировать отличия на статистиче-

ски приемлемом уровне значимости — сильная природная изменчивость данных на фоне их слабо выраженных различий.

Оценка качества воды по показателям зоопланктона. В составе зоопланктона водохранилища в зоне воздействия Братской ГЭС выявлено 25 видов-индикаторов сапробности (80.6% таксономического списка), пригодных для оценки экологического качества воды. В их числе видов-индикаторов зоны чистых вод (зона олигосапробности) — 15, зоны умеренно загрязненных вод (зона β -мезосапробности) — 10. Виды, тяготеющие к очень чистым и грязным водам, в составе зоопланктона отсутствовали.

Разнообразие видов, предпочитающих чистые воды (олигосапробы), представлено коловратками *Ascomorpha ecaudis*, *Asplanchna herricki*, *A. priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Euchlanis dilatata*, *Kellicottia longispina*, *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832), *Polyarthra dolichoptera*, *P. major*, *Synchaeta grandis* Zacharias, 1893, *S. kitina* Roussetlet, 1902, ветвистоусыми ракообразными *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma brachyurum* и веслоногими ракообразными *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*.

В составе комплекса видов, характерных для умеренно загрязненных вод, отмечены β -мезосапробные коловратки *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*,

Таблица 4. Оценка сапробности вод (S) в зоне воздействия Братской ГЭС по показателям развития зоопланктона

Станция	n	S			Среднее за сезон
		май	июль	сентябрь	
ВБ-0–8 м	6	1.79	1.41	1.31	$\frac{1.44}{1.33-1.57}$
ВБ-21–41 м	7	1.79	1.71	1.44	$\frac{1.65}{1.55-1.75}$
НБ-1	7	1.68	1.62	1.42	$\frac{1.58}{1.50-1.65}$
НБ-2	3	1.76	1.62	1.34	$\frac{1.57}{1.34-1.71}$
НБ-3	3	1.72	1.59	1.37	$\frac{1.56}{1.37-1.68}$

Примечание. n – число проб.

Synchaeta pectinata, *Polyarthra vulgaris*. Среди кладоцер к таковым относятся *Bosmina longirostris*, *Leptodora kindtii*, *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), *Daphnia cucullata* и *D. longispina*, из веслоногих – только *Cyclops kolensis*.

Максимальные значения сапробности воды ($S = 1.68–1.79$) регистрировали в мае, когда в водохранилище с водосбора поступает накопленная в зимний период органика (табл. 4). Качество воды в этот период отвечает категории умеренного загрязнения. Летом сапробность воды снижается до 1.41–1.71. Особенно это снижение заметно в слое эпилимниона в ВБ, что свидетельствует об эффективной утилизации в экосистеме поступающей аллогенной органики. Качество воды возрастает и отвечает категории чистых – умеренно загрязненных вод. Наиболее заметно значение сапробности воды снижается осенью ($S = 1.31–1.44$). Качество воды в этот период соответствует категории чистых вод.

В среднем за вегетационный период сапробность воды в ВБ (эпилимнион) была 1.44 (1.33–1.57), а в ВБ (гиполимнион) – 1.65 (1.55–1.75). Сапробность воды в НБ в среднем за сезон варьировала в пределах от 1.56 (1.37–1.68) до 1.58 (1.50–1.65). Статистическая оценка различий сапробности воды в зоне влияния ГЭС на основе критерия Краскела–Уоллиса не обнаруживает значимых эффектов ($H_{(1)} = 1.80$, $p = 0.178$): сапробность сбрасываемых вод не отличается от заборных.

Расчет общего запаса планктона Братского водохранилища. Объемы воды в период летней стра-

тификации над и под слоем температурного скачка в Братском водохранилище сильно различались. Так, 16 июля при уровне 400.24 м и 25 июля при уровне 400.51 м объем водной толщи эпилимниона достигал 10.18 и 10.05 км³, гиполимниона – 151 и 152.6 км³ соответственно. Кроме того, температурные различия стратифицированных вод определяли неравномерное распределение планктона, при котором обилие беспозвоночных в теплом эпилимнионе было выше, чем в холодном гиполимнионе: по численности в 4.7, по биомассе – в 2.4 раза (табл. 1).

Исходя из данных по объемам воды ниже и выше слоя температурного скачка в период летней стратификации Братского водохранилища и средних биомасс планктона, общий запас планктона в водохранилище (без учета мелководий крупных заливов) составит 22898.811 т в эпилимнионе и 138896.318 т – в гиполимнионе. Учетный в результате съемки планктон – “остаточный”, не потребленный рыбой на момент съемки и продолжающий продуцировать. В соответствии с вышеприведенными расчетами летний P/B -коэффициент для слоя прогретой воды выше слоя температурного скачка в период летней стратификации 0–8 м достигает 4.28, для холодного слоя воды ниже температурного скачка – 2.88. Расчеты, проведенные с использованием этих коэффициентов, показали, что летняя продукция планктона (в расчете на сырую массу) в верхнем прогретом слое – 98 006.911 т, в нижнем холодном – 40 0021.395 т.

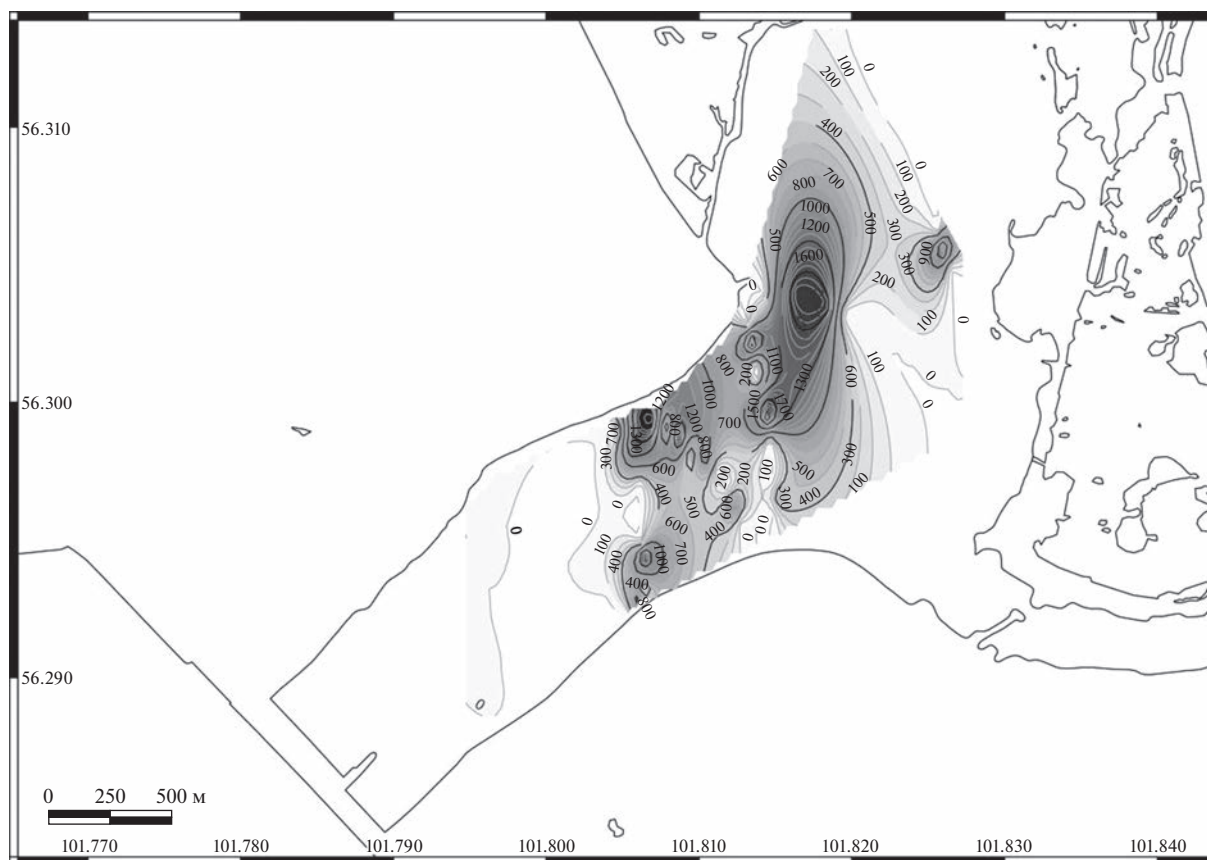


Рис. 6. Планшет пространственного распределения рыб на участке НБ плотины Братского водохранилища по результатам гидроакустической съемки; цифры на изолиниях обозначают плотности зарегистрированных скоплений (экз./га).

Расчет транзита зоопланктона в течение летнего сезона. Расчет проводили с использованием данных по объему сброса воды через плотину Братской ГЭС в июне–августе, предоставленных ООО “ЕвроСибЭнерго – Гидрогенерация”. Поскольку сбросные окна плотины Братской ГЭС расположены на глубине 40 м, т.е. под слоем температурного скачка, именно с этого горизонта сбрасывают воду. На это указывает и сходство температуры воды в НБ и ВБ под слоем температурного скачка – 7°C . Поэтому для расчета объема транзита планктона из Братского водохранилища через плотину Братской ГЭС использовали среднюю биомассу зоопланктона под слоем температурного скачка (926 мг/м^3), которую умножали на суммарный объем ($\text{м}^3/\text{с}$) сброшенной через плотину воды. Расчеты показали, что через плотину ГЭС в июне скатывается 10632.203 т , в июле – 13596.888 т , в августе – 7231.479 т зоопланктона. Общая величина транзита планктона из Братского водохранилища через плотину ГЭС за летний период достигает 31460.57 т , что соответствует 7.8% летней продукции планктона в водохрани-

лище, получаемой в слое ниже температурного скачка.

Суммарная продукция планктона в водохранилище над и под слоем температурного скачка составит $98006.911 \text{ т} + 400021.395 \text{ т} = 498028.306 \text{ т}$, масса скатывающегося планктона от этой суммы – 6.3%.

Результаты исследований показали наличие в НБ плотных скоплений рыб на расстоянии 1.0–1.5 км от ГЭС. Ближе к плотине рыбы по показаниям эхолота отсутствовали. Рыбы, которые подходили к плотине снизу, очевидно, избегали подходить ближе из-за насыщенности воды минеральной и органической взвесью, пузырями воздуха и высокой турбулентности потока. В непосредственной близости от плотины на расстоянии до 500 м регистрация рыб эхолотом невозможна из-за высокой насыщенности воды пузырями воздуха и взвеси, создающими помехи работе эхолота. Скопления рыб отмечали на участке, где восстанавливалась высокая прозрачность воды, что свидетельствовало об оседании взвеси и ламинаризации потока (рис. 6). Средняя плотность этих скоплений до-

стигала 370.8 экз./га, что в 1.5 раза превышала таковую в приплотинном плесе. При этом численность рыб с размерами >100 мм была больше, чем на русловых участках водохранилища, — 8.7%. На этом участке зарегистрировано 7700 экз. сиговых рыб при самой высокой их плотности 44 экз./га, что значительно превышает плотность сиговых на русловых участках водохранилища. В отличие от водохранилища, на этом участке НБ отсутствовала молодь с размерами <60 мм, что обусловлено высокой скоростью течения.

По показаниям эхолота, пелагические скопления образовывали окуни (*Perca fluviatilis* L., 1758) с размерами <100 мм и сиговые. Кроме сиговых, скатывающийся через плотину ГЭС планктон обнаружен у окуней <100 мм и у песчаной широколобki (*Cottus kesslerii* (Dybowski, 1876)). Окунь с размерами >100 мм зарегистрированы, главным образом, у берега. Их вскрытие показало, что они питались в основном Amphipoda, доля которых по численности варьировала от 100 до 80%, вторыми по массе в пищевом комке были личинки Chironomidae и Ephemeroptera. Наличие нитчатых зеленых водорослей *Cladophora* sp. в пищевом комке свидетельствует, что окуни, питающиеся у берега, добывают кормовые объекты из густых обрастаний, покрывающих камни.

Большая доля планктонных организмов, очевидно, потребляется сиговыми и мелкими окунями. На это указывают плотные скопления этих рыб, формирующиеся в НБ плотины. Оседая на дно травмированный и погибший планктон подбирают амфиподы и придонные виды рыб, такие как песчаная широколобка.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зоопланктон Братского водохранилища в зоне влияния ГЭС представлен сравнительно обедненным таксономическим составом с преобладанием космополитных и бореально-арктических видов, характеризуется повышенной долей лимнофильных форм с широким диапазоном приспособленности к условиям среды.

Наибольшего уровня видового богатства и количественного развития планктон достигает в летний период. Сообщество водной толщи ВБ неоднородно. Слой температурного скачка служит естественным барьером для вертикальной дифференциации сравнительно разнообразного планктона поверхностного слоя эпилимниона (0–8 м) и таксономически обедненного глубоководного слоя гипolimниона (21–41 м). Эти особенности распределения планктона удовлетворительно согласуются с данными, полученными для вертикально

неоднородной водной толщи Можайского водохранилища в период весенне-летней стратификации (Гончаров и др., 2022). Именно обедненный планктон глубоководного гипolimниона (а не поверхностного эпилимниона, изолированного термоклином) поступает в водоприемники ГЭС. При прохождении гидроагрегатов ГЭС планктон зоны гипolimниона ВБ и у плотины в НБ почти не различим в отношении видового состава, не обнаруживает значимой трансформации таксономического состава или элиминации видов, статистически неизменен по уровню количественного обилия, идентичен по доминирующим комплексам и экологической структуре, не демонстрирует достоверных различий в смертности животных и экологическом качестве воды.

Воды Братского водохранилища отличаются сравнительно невысокими показателями обилия и продуктивности зоопланктона, но они существенно выше, чем наблюдались в р. Ангара до ее зарегулирования. Так, по данным Г.Н. Спиглазовой (1981), биомасса планктона р. Ангара до ее зарегулирования в 1962 г. была 31 мг/м³, а в период эксплуатации ГЭС на современном этапе увеличилась до 100–350 мг/м³. Эти отношения в обилии планктона сохраняются и в настоящее время при сравнении сообществ в незарегулированной части реки и в зоне влияния ГЭС (Шевелева, Пастухов, 2009).

Озерный режим вод, сформированный при зарегулировании стока плотиной ГЭС, значительно улучшает условия обитания гидробионтов и способствует стимулированию их развития (Schleizinger et al., 2013): ослабевает течение и снижается его травмирующее воздействие, стабилизируется термический режим вод, и они лучше прогреваются, происходит аккумуляция влекомой рекой органики и биогенов. Речной планктон, попадая в условия замедленного водообмена водохранилища, приобретает черты развитого самоорганизующегося сообщества (Walks, Cyr, 2004), возрастают показатели его видового богатства, обилия и продуктивности. После транзита через плотину ГЭС планктон оказывается в условиях высокой проточности и возвращается к исходному уровню развития, свойственному фоновым участкам р. Ангара (Шевелева, Пастухов, 2009).

Проведенные оценки экологических характеристик планктонных сообществ в зоне влияния Братской ГЭС, включая показатели смертности организмов, демонстрируют тенденцию к их снижению ниже плотины. Специальные исследования летального воздействия гидротурбин ГЭС на

водохранилищный планктон показали, что при стоке через плотину его гибель в среднем за сезон достигает 14.2 по численности и 8.8% по биомассе. Полученные оценки близки к данным О.П. Дубовской с соавт. (2004), в соответствии с которыми гибель планктона при транзите через плотину высоконапорной Красноярской ГЭС незначительна и по биомассе составляет 3.6%. Однако выявленные изменения не находят подтверждения строгими статистическими критериями количественной экологии, а снижение обилия и жизнеспособности планктона в зоне влияния ГЭС нельзя признать доказанным.

Более того, гибель планктона в НБ от естественных (резкой смены экологических условий), и техногенных (травмирующее воздействие гидроагрегатов) причин, не несет дополнительных рисков для экосистемы реки. Планктон и живой, и мертвый, участвует в процессах превращения вещества и трансформации энергии в реобиоме Ангары, а также служит пищей для организмов-планктофагов (живой и мертвый планктон) и бентосных детритофагов (мертвый планктон). Это обеспечивает экологическую сбалансированность потоков вещества и энергии участков реки с естественным режимом, т.е. выше и ниже зоны регулирования стока. В целом, это согласуется с работами (Akopian et al., 1999; Chang et al., 2008), отмечающих, что водохранилища представляют собой источник зоопланктона для зоопланктофагов нижележащих участков рек.

Расчетные оценки индекса сапробности Пантле–Букк, характеризующего уровень органического загрязнения воды, соответствуют верхней границе олигосапробных (чистых) – нижней границе β-мезосапробных (умеренно-загрязненных) вод. Максимальные значения сапробности регистрировали весной, минимальные – осенью, что указывает на преимущественную роль природных факторов в формировании качества воды. Экосистема зарегулированного участка р. Ангара в зоне влияния ГЭС эффективно утилизирует поступающую органику (главным образом, влекомую рекой, и в меньшей степени – создаваемую в самой реке) и сохраняет свои основные природные качества. Таким образом, тезис ряда авторов (Сорокин, 1990; Мануковский, 2005; Ахметшин, 2006), что погибший планктон приводит к загрязнению нижнего бьефа органикой, не подтверждается.

Для ориентировочного расчета баланса зоопланктона Братского водохранилища нами приняты следующие показатели: до 63% продукции мирного планктона потребляется хищным планктоном (Винберг, 1965; Шушкина, 1966); выедание зоо-

планктона рыбами в Братском водохранилище в верхнем прогревом слое воды оценено в 50% (Кожова, Башарова, 1984).

С учетом выедания мирного планктона хищным, продукция зоопланктона, пригодного для питания рыб в самом продуктивном верхнем слое водохранилища в период стратификации будет 36262 т (63% от 98006 т). При 50%-ном потреблении ее рыбами, остаток неиспользованной продукции составит 18131 т, и он останется в водохранилище, поскольку скат формируется из нижнего холодного слоя воды под температурным скачком.

Даже если принять, что в нижнем холодном слое показатели выедания продукции планктона те же, что и в верхнем слое, то продукция зоопланктона, пригодного для питания рыб, за вычетом продукции планктона, скатывающегося через плотину (7.8% от 400021 т = 368561 т), продукции планктона, выедаемого хищными беспозвоночными (63% от 368561 т = 222434 т), составит 146384 т. При 50%-ном потреблении его рыбами, остаток продукции планктона будет 73192 т.

Получается, что в сумме в водохранилище рыбой недоиспользуется (18131 т + 73192 т) 91323 т летней продукции планктона – 18% суммарной (во всей толще воды) летней продукции (498028 т) планктона в водохранилище.

Следовательно, скат планктона не только не наносит вреда рыбному хозяйству Братского водохранилища, но в значительной степени обогащает кормовыми организмами акваторию НБ, о чем свидетельствует высокая средняя плотность скоплений рыб, достигающая 370.8 экз./га, что в 1.5 раза выше, чем плотность рыб в приплотинном плесе Братского водохранилища. Также, в НБ отмечена существенно более высокая численность (7700 экз.) и плотность (44 экз./га) сиговых рыб (основных потребителей планктона), по сравнению с акваторией Братского водохранилища.

Выводы. Полученные результаты свидетельствуют об эффективной адаптации речного планктоценоза к специфическому природно-техногенному режиму работы крупного гидросооружения. Локальное воздействие Братской ГЭС не имеет экологически значимого негативного эффекта на планктон экосистем Братского водохранилища и р. Ангара. Сравнительно обильный и продуктивный планктон, сформированный в озерных условиях водохранилища, при прохождении плотины ГЭС возвращается к фоновым речным условиям и неотличим от расположенных выше незарегулированных участков р. Ангары. Сочетанная (естественная от смены экоусловий и техногенная – от гидро-

агрегатов) гибель планктона не находит подтверждений при проверке строгими статистическими критериями и независимо от этого не влечет изменений в вещественно-энергетических потоках экосистемы реки: локальные потери планктона быстро компенсируются за счет высоких темпов размножения и короткоцикличности развития беспозвоночных, мертвые организмы также служат пищей рыб или бентосных организмов. Наблюдаемые особенности сезонной динамики загрязнения вод легкоокисляемыми органическими соединениями указывают на преимущественную роль природных факторов в формировании качества речных вод р. Ангара в зоне влияния Братской ГЭС. Скатывающийся из водохранилища зоопланктон является основным источником пищи для рыб и беспозвоночных в НБ. В реках с быстрым и турбулентным потоком, в отличие от рек с медленным и ламинарным потоком, влияние этого источника пищи ограничено всего несколькими километрами от плотины из-за высокой плотности потребителей планктона, концентрирующихся в НБ. Поврежденный зоопланктон в любом случае продолжает оставаться частью кормовой базы для многих гидробионтов. Это подтверждается подходом рыбы в период нагула максимально близко к ГЭС и образованием скоплений, превосходящих по плотности скопления рыб, зарегистрированных на акватории Братского водохранилища. Следовательно, говорить о прямом ущербе кормовой базе рыб, даже принимая в расчет гибель части зоопланктона, некорректно, поскольку сток фауны лимнофилов из водохранилищ существенно обогащает пеламопланктон НБ. Тем более, что значительная часть продукции планктона (с учетом ее потребления хищным планктоном, рыбами и той части, которая скатывается через плотину ГЭС) остается невостребованной основными компонентами (рыбой и хищным планктоном) в экосистеме водохранилища. Проведенное исследование указывает на необходимость дальнейшего, более глубокого, изучения особенностей гидроэкологического и биологического режимов озерно-речных вод в зоне влияния ГЭС с особым вниманием к описанию количественных закономерностей изменения структуры и обилия сообществ во взаимосвязи с приоритетными факторами среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках государственных заданий № 121051100104-6, 121051100109-1: “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков” и “Систематика, разнообразие, биология и экология водных

и околотовдных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметшин И.Ф.* 2006. Обоснование экологически безопасных режимов эксплуатации турбин ГЭС: Автореф. дис. ... канд. техн. наук: 03.02.16. Братск. 20 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. С. 58. Л.: ЗИН АН СССР
- Винберг Г.Г.* 1965. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов // Гидробиол. журн. Т.1. № 1. С.25.
- Возобновляемая энергия. Гидроэлектростанции России. 2018. СПб: Изд-во Политехн. ун-та.
- Гвоздарева М.А., Любина О.С., Мельникова А.В.* 2021. Развитие планктонных сообществ в Куйбышевском водохранилище в зоне влияния Чебоксарской ГЭС // Российский журн. прикладной экологии. № 3. С. 23.
<https://doi.org/10.24852/2411-7374.2021.3.23.29>
- Гладышев М.И., Дубовская О.П., Махутова О.Н.* 2003. Живой и мертвый лимнический зоопланктон в верхнем и нижнем бьефах плотины Красноярской ГЭС // Доклады академии наук. Т. 390. № 4. С. 571.
- Гончаров А.В., Болотов С.Э., Пуклаков В.В. и др.* 2022. Вертикальная структура вод и планктон водохранилища в весенний период // Биология внутр. вод. 2022. № 4. С. 395.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222040106>
- Громова Ю.Ф., Афанасьев С.А., Шевцова Л.В.* 2012. Структурная организация зоопланктона трансформированных малых рек // Гидробиол. журн. Т. 48. № 5. С. 20.
- Дубовская О.П.* 2008. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения // Журн. Сиб. Федерального ун-та. Сер. Биология. № 2. С. 145.
- Дубовская О.П., Гладышев М.И., Махутова О.Н.* 2004. Сток лимнического зоопланктона через высоконапорную плотину и его судьба в реке с быстрым течением (на примере плотины Красноярской ГЭС на р. Енисей) // Журн. общей биологии. Т. 65. №. 1. С. 81.
- Кожова О.М., Башарова Н.И.* 1984. Продуктивность Ангарских водохранилищ // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. С. 175.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др.* 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. 2. М.: Тов-во научн. изданий КМК.
- Крупа Е.Г.* 2008. Зоопланктон реки Сырдарьи как индикатор антропогенного воздействия // Экология и гидрофауна трансграничных водоемов Казахстана. Алматы: Бастау.

- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука.
- Лашков А.С., Постоев В.С. 1988. Почему гибнут реки // Природа и человек. № 4. С. 42.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В., Тепнин О.Б. и др. 2022. К вопросу о методических подходах к оценке влияния малой ГЭС на зоопланктон реки // Чтения памяти В.И. Жадиной: к 125-летию со дня рождения. Тез. докл. I Всерос. науч. конф. (с междунар. участием). С. 44.
- Логинов В.В., Гелашвили Д.Б. 2016. Вред водным биологическим ресурсам водохранилищ Волжско-Камского каскада от воздействия гидроэлектростанций // Принципы экологии. № 4. С. 4.
- Мануковский А.Ю. 2005. Обоснование технологии водного транспорта леса минимизацией воздействия на экосистемы водоемов: Дис. ... докт. техн. наук: 05.21.01, 03.00.16. СПб. 305 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1982.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во научн. изданий КМК.
- Пономарева Ю.А., Постникова П.В. 2017. Временная динамика структурных и функциональных характеристик Енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. № 38. С. 167.
- Семенова А.С. 2010. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния Куршского залива: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Борок. 280 с.
- Сорокин Ю.И. 1990. К оценке смертности планктона в гидротурбинах высоконапорных ГЭС // Журн. общей биологии. Т. 51. № 5. С. 682.
- Спиглазова Г.Н. 1981. Зоопланктон // Планктон Братского водохранилища. Новосибирск: Наука. С. 92.
- Телеш И.В. 1986. Трансформация озерного зоопланктона в реках // Доклады АН СССР. Т. 291. № 2. С. 495.
- Тимохина А.Ф. 1978. Зоопланктон в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. В.И. Ленина в 1974–1975 гг. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 37. С. 33.
- Шевелева Н.Г., Пастухов М.В. 2009. Зоопланктон Братского водохранилища в 2006–2007 гг. // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 114. № 6. С. 9.
- Шевелева Н.Г., Поповская Г.И., Пастухов М.В. и др. 2012. Оценка современного состояния зоопланктона заливов Братского водохранилища // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 117. Вып. 4. С. 37.
- Шушкина Э.А. 1966. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона // Гидробиол. журн. Вып. 2. № 1. С. 27.
- Шукина А.М. 2021. Зоопланктон р. Волга в пределах Волгоградской области (по материалам 2020 года) // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. С. 206. М.: Всерос. научно-иссл. ин-т рыбн. хоз-ва и океаногр.
- Akopian M., Garnier J., Pouirrot R. 1999. A large reservoir as a source of zooplankton for the river: structure of the populations and influence of fish predation // J. Plankton Res. V. 31. № 2. P. 285.
- Alhassan E.H., Ofori-Danson P.K., Samman J. 2015. Ecological impact of river impoundment on zooplankton // Zool. and Ecol. V. 25. № 2. P. 136.
- Bickel S.L., Hammond J.D.M., Tang K.W. 2011. Boat-generated turbulence as a potential source of mortality among copepods // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 401. P. 105.
- Bickel S.L., Tang K.W., Grossart H.P. 2008. Use of aniline blue to distinguish live and dead crustacean zooplankton composition in freshwaters // Freshwater Biol. V. 54. № 5. P. 971.
- Cada G.F. 1990. A Review of Studies Relating to the Effects of Propeller-Type Turbine Passage on Fish Early Life Stages // N. Am. J. Fish. Manage. V. 10. № 4. P. 418.
- Chang K.H., Doi H., Imai H. et al. 2008. Longitudinal changes in zooplankton distribution below a reservoir outfall with reference to river planktivory // Limnology. V. 9. P. 125.
- Rozon R.M., Bowen K., Niblock H. et al. 2016. Assessment of the phytoplankton and zooplankton populations in the Niagara River (Canada) Area of Concern in 2014 // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. iv + 66 p.
- Rozon R.M., Bowen K.L., Niblock H.A. et al. 2018. It goes with the flow: Size mediated plankton attenuation through the Niagara River connecting channel // J. Great Lakes Research. V. 44. № 6. P. 1327.
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. H. 8. S. 71.
- Schlezinger D.R., Taylor C.D., Howes B.L. 2013. Assessment of zooplankton injury and mortality associated with underwater turbines for tidal energy production // Mar. Technol. Soc. J. V. 47. № 4. P. 142.
- Seepersad B., Crippen R.W. 1978. Use of aniline blue for distinguishing between live and dead freshwater zooplankton // J. Fish Res. Board Canada. V. 35. № 10. P. 1363.
- Sladeczek V. 1973. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. Bd 7. H. 7. S. 808.
- Souza C.A.D., Vieira L.C.G., Legendre P. et al. 2019. Damming interacts with the flood pulse to alter zooplankton communities in an Amazonian river // Freshwater Biol. V. 64. № 5. P. 1040.
- Tang K.W., Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P. et al. 2014. Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments // J. Plankton Res. V. 36. № 3. P. 597.
- Walks D.J., Cyr H. 2004. Movement of plankton through lake-stream systems // Freshwater Biol. V. 49. P. 745.

Impacts of the High-Pressure Bratskoye Hydroelectric Power Station on the Zooplankton of the Bratskoye Reservoir

Yu. V. Gerasimov^{1, *}, N. Ya. Poddubnaya², A. F. Vakhnenko³, A. S. Semenova^{1, 4}, S. M. Zhdanova¹, A. I. Tsvetkov¹, D. D. Pavlov¹, S. E. Bolotov¹, and E. S. Borisenko^{1, 5}

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

³*Independent researcher, Bratsk, Russia*

⁴*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Atlantic Branch, Kaliningrad, Russia*

⁵*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: gu@ibiw.ru*

During the growing season of 2022, the studies were carried out in the water area of the Bratsk Reservoir (the Angara River) and in the near-dam site of the Bratsk high-level hydroelectric power station. The ecological effects of the hydroelectric dam on the zooplankton in the regulated section of the river were studied and the impact of the zooplankton downstream drift on the feeding conditions of the fish in the Bratsk Reservoir was assessed. It is established that the water column stratification is a significant factor in the ecological differentiation of plankton communities in the upper reaches of the hydroelectric power station. Unlike the warmed-up layer of the epilimnion, a specific, poor in species, low-abundant and low-productive plankton develops in the cold-water hypolimnion, which enters the dam intakes. A rigorous analysis does not reveal a transformation of the community composition, a statistically significant decrease in abundance and productivity, increased mortality of invertebrates during their passage through the dam, deterioration of the water ecological quality in the lower reaches of the hydroelectric power station. Both live and dead zooplankton drifting downstream from the reservoir makes up a significant proportion of the diet of fish, which during the feeding period come as close as possible to the hydroelectric power station and form aggregations exceeding those in the water area of the Bratsk Reservoir in density. The data obtained testify to the effective adaptation of lake-river planktocenosis to the specific natural and technogenic mode of operation of a large hydraulic structure. The local impact of the Bratsk hydroelectric power station has no ecologically significant negative effect on the plankton of the Bratsk Reservoir and the Angara River ecosystems and has a positive effect on the fish population in the lower reaches through the enrichment of its forage base.

Keywords: HPS, dam, negative effect, zooplankton, abundance, mortality, fish population, distribution